Zur Anatomie des Blattes von Borassus flabelliformis

von

cand. phil. **Richard Eberwein.**

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Februar 1903.)

Die Veranlassung zu dieser Untersuchung gab eine paläographische Frage, nämlich die bis in alte Zeiten zurückreichende Verwendung gewisser Palmblätter in Indien als Beschreibstoff. Es wurde nachgewiesen, daß die zu diesem Zwecke benützten Blätter von *Borassus flabelliformis* und *Corypha umbraculifera* stammen.[1] Obwohl nun die Blätter dieser beiden Palmen schon makroskopisch erkennbare Unterschiede zeigen, so ergab sich doch die Notwendigkeit, zur genauen Erkennung kleinerer Bruchstücke oder stark veränderter Manuskripte auch Verschiedenheiten im anatomischen Verhalten heranzuziehen. Deshalb unterzog ich auf Veranlassung des Herrn Professors Hofrat Dr. Wiesner die Blätter der beiden genannten Palmenarten einer eingehenden vergleichenden mikroskopischen Untersuchung. Die Unterscheidung der zwei Palmblätter gelingt leicht und sicher und stützt sich hauptsächlich auf Kennzeichen, die in den Oberhautelementen sich finden.[2]

---

[1] Siehe hierüber Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreiches, 2. Aufl., Bd. II, Abschnitt: Fasern; S. 453 ff.

[2] Wiesner, l. c., Bd. II, S. 455 ff.

Bei dieser vergleichenden Untersuchung zeigten sich im Bau des *Borassus*-Blattes einige auffällige anatomische Besonderheiten, die sich auf den Bau der Spaltöffnungen und auf die Lage und Anordnung der Stegmata beziehen. Mit diesen Gegenständen wird sich die vorliegende Abhandlung beschäftigen.

Borassus flabelliformis, unter dem Namen »Palmyrapalme« bekannt, gehört zu den Fächerpalmen; ihr Blatt erreicht mit dem Blattstiele eine Länge von 3 bis 4 *m*. Dieser ist an seiner Ansatzstelle scheidig verbreitert, unterseits konvex, oben leicht gehöhlt und reicht mit seinem oberen Ende scharf dreieckig-zungenförmig in die breit-kreisförmige Blattfläche hinein, welche in zahlreiche Fächerstrahlen von 1 bis 2 *m* Länge zerschlitzt ist.

Diese Fächerstrahlen sind es, welche in Indien seit den ältesten Zeiten als Beschreibstoff dienten und noch dienen.

In seinem anatomischen Verhalten zeigt das Blatt im großen und ganzen einen isolateralen Bau. Ein Schwammparenchym ist überhaupt nicht ausgebildet, sondern wir sehen nur ein lockeres Gewebe aus palissadenförmigen Zellen, das sich allerdings in sechs- bis siebenfacher Reihe zwischen den beiden Oberhautschichten vorfindet.

In diesem Parenchym verlaufen die Gefäßbündel, die eine sehr verschiedene Größe aufweisen. Wir sehen größere, die sich durch ein bis zwei besonders weite Treppengefäße auszeichnen. Sie sind ringsum von mechanischen Elementen eingeschlossen, die namentlich oben und unten einen mächtigen Belag bilden, so daß diese Gefäßbündel die ganze Dicke des Blattes ausfüllen. Die mechanischen Elemente schieben sich auch zwischen Phloem und Xylem ein und gliedern das erstere selbst in mehrere Teile. Auf jedes solche größere Gefäßbündel folgen nun zwei bis drei kleinere und diese weisen einen bedeutend einfacheren Bau auf. Das Xylem ist bei diesen meist nur durch eine einzige Schicht dickwandiger mechanischer Zellen vom Phloem getrennt, dieses selbst ist zusammenhängend, ohne eingelagerte Bastelemente, seitlich schwinden die mechanischen Elemente vollständig, außen ist das Phloem nur von einem kleinen Baststreifen begleitet, der bei einigen

auf eine einzige Schicht reduziert ist, bei manchen schwindet er auf dieser Seite vollständig; auf der oberen, der Xylemseite, dagegen weist auch das kleinste Gefäßbündel eine ziemlich starke Schichte von mechanischen Elementen auf; daher kommt es auch, daß das Gefäßbündel auf der oberen Seite stets bis an die Epidermis herantritt, während das Phloem nur ungefähr bis zur Mitte des Blattparenchyms reicht. An dieser, der unteren Seite des Blattes, treten aber dafür isolierte Bastbündel auf, die jedoch zumeist keine große Mächtigkeit erreichen, bisweilen aus bloß 3 bis 5 Bastzellen bestehen. Jedes Gefäßbündel ist von einer Bündelscheide umgeben, die aus ziemlich großen, dünnwandigen Zellen besteht. Das Lumen der Bastzellen ist nicht gleichmäßig zylindrisch, sondern an verschiedenen Stellen von sehr ungleicher Weite.

Die Epidermis erscheint dreischichtig.[1] Die äußerste Schichte setzt sich aus kleinen Zellen zusammen, die an der Außenseite etwas stärker verdickt sind als an den Seitenwänden; die zweite Lage besteht aus nahezu kubischen Zellen, deren Wände bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure eine leichte Verholzung erkennen lassen; die dritte Schichte endlich ist gebildet aus flachen, dünnwandigen Zellen mit unverholzten Membranen. Wo Baststränge in der Querrichtung des Blattes verlaufen, da ist die Epidermis einschichtig, da finden sich in ihr die größeren Stegmata, deren weiter unten gedacht werden soll.

Die Trichome, die sich auf beiden Seiten des Blattes finden, sind mehrzellig und treten zumeist über den Gefäßbündeln auf. Die Epidermis ist hier trichterig eingesenkt, am Grunde der Vertiefung liegen vier Oberhautzellen, welche die

---

[1] Ob hier eine mehrschichtige Oberhaut oder eine einfache, mit hypodermaler Mesophyllschicht verbundene Oberhaut vorliegt, konnte ich nicht entscheiden, da mir die hiezu erforderlichen meristematischen Entwicklungsstadien des *Borassus*-Blattes nicht zur Verfügung standen. Mit Rücksicht jedoch auf die drei Schichten der Spaltöffnung, von denen weiter unten die Rede sein wird, die genau den drei Oberhautschichten entsprechen und von denen man mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit annehmen kann, daß sie aus der jungen Epidermis (Dermatogen) hervorgegangen sind, glaube ich in diesem Falle eine dreischichtige Epidermis annehmen zu dürfen.

Fußzellen des Trichoms bilden. Dieses ragt säulenförmig aus dem Zelltrichter heraus bis etwas über den Rand desselben, dort verzweigt es sich in sieben bis acht einzellige, braune Lappen, welche dem Rande der Einsenkung aufliegen.[1]

Die Spaltöffnungen treten, dem isolateralen Bau des Blattes entsprechend, auf beiden Seiten und zwar in annähernd gleicher Anzahl auf, es entfallen auf 1 mm^2 oben wie unten zirka 22.

In der Oberflächenansicht scheint jede Spaltöffnung jederseits zwei Nebenzellen zu haben, die an den Scheiteln der Spaltöffnung an einer gemeinsamen Polzelle (Fig. 1, *p*) sich ansetzen, so daß also an die Polzelle vier Nebenzellen (zwei Nebenzellenpaare) grenzen (Fig. 1; n_2, n_3). Bei den meisten Spaltöffnungen erfolgt ein solcher Anschluß nur an einem Scheitel der Spaltöffnung, während auf dem anderen die Polzelle der Breite nach geteilt ist, so daß das innere Nebenzellenpaar an die innere, das äußere an eine zweite Polzelle (Fig. 1, p') sich ansetzt. Wiederholt tritt auch eine Kombination der beiden Fälle ein, indem die beiden Nebenzellen der einen Seite an eine gemeinsame Polzelle anschließen, während an derselben Polzelle auf der anderen Seite desselben Scheitels nur die innere Nebenzelle anliegt, die äußere dagegen eine weiter nach außen liegende Polzelle berührt. — Es wurde gesagt, die Spaltöffnung scheine zwei Paare von Nebenzellen zu besitzen: Wenn man nämlich die Spaltöffnung im Querschnitte betrachtet (Fig. 2), so bemerkt man, daß die eigentliche Nebenzelle (n_1) — wenn man nämlich mit diesem Namen diejenige Zelle bezeichnet, die unmittelbar neben der Schließzelle liegt — in der Oberflächenansicht gar nicht zu sehen ist, da sie von der zweiten Nebenzelle (n_2) seitlich überwallt wird, so daß also das, was in der Flächenansicht als innere und äußere Nebenzelle erscheint, in Wirklichkeit die zweite und dritte Nebenzelle ist; wir haben also in diesem Falle bei jeder Spaltöffnung drei Paare von Nebenzellen, von denen aber die eigentlichen, die innersten, nur am Querschnitte zu sehen sind. In den Querdurchschnitten der Oberhaut bemerkt man dann auch

---

[1] Die Trichome sind abgebildet in Wiesner, l. c., Bd. II, S. 455.

unter jeder Schließzelle je zwei Querschnitte von sehr zartwandigen, engen Zellen (*r*) und bei geeigneten Schnitten, die näher gegen die Spitze der Spaltöffnung geführt sind, kann man dann sehen, daß diese so erhaltenen vier Zellquerschnitte zwei Zellringen angehören, deren jeder an zwei Stellen durchschnitten ist. Diese beiden Ringe sind unter den Schließzellen so eingelagert, daß ihre Berührungslinie gerade unter die Spalte der Stomata zu liegen kommt (Fig. 4), während die Ringe anderseits ungefähr unter der zweiten Nebenzelle an einer Zelle der zweiten Epidermisschicht festgewachsen sind. Jeder solche Zellring hat ungefähr die Form einer Ellipse, deren große Achse annähernd doppelt so groß ist als die kleine (so daß also beide Ringe nebeneinandergelegt zusammen ungefähr eine Kreisfläche bilden) und besteht aus zwei Zellen (Fig. 3).

Unter diesem doppelten Zellringe ist in noch tieferer Lage, der dritten Epidermisschicht entsprechend, ein einfacher Zellring zu sehen (Fig. 2, *R*), der den oberen Rand der Atemhöhle bildet; er ist in der Flächenansicht kreisförmig (Fig. 5, *R*) und zumeist aus zwei Zellen zusammengesetzt, seltener aus drei bis vier.

Wo zwei Spaltöffnungen ganz nahe nebeneinander zu liegen kommen (Fig. 2), sehen wir sie voneinander getrennt durch eine Zelle der zweiten Epidermisschicht; diese Zelle ist von länglich-birnförmiger Gestalt und dient als Basis für die der ersten Oberhautschicht angehörigen drei bis fünf Zellen, welche im Querschnitte fächerförmig angeordnet erscheinen. An die genannte Zelle, die man in diesem Falle als Trägerzelle bezeichnen könnte, setzen sich unten beiderseits die oben erwähnten doppelten Zellringe an, während zwei nebeneinanderliegende, kreisförmige Zellquerschnitte unter dieser Trägerzelle den beiden einander berührenden einfachen Zellringen entsprechen. Wenn man bisweilen unter der Trägerzelle nur einen Zellquerschnitt vorfindet wie in Fig. 2 unter der Trägerzelle, welche die zweite Spaltöffnung von der dritten trennt, so hat das darin seinen Grund, daß zwei benachbarte einfache Zellringe oft eine Zelle gemeinsam haben, wie ein Fall auch in Fig. 5 (bei *R'*) abgebildet ist.

Was nun die Deutung dieser eigentümlichen Zellbildungen der Spaltöffnung betrifft, so ist der einfache Zellring wohl ganz ungezwungen als Aussteifung des Einganges zur Atemhöhle zu betrachten. Schwieriger ist es dagegen heute noch, dem doppelten Zellringe eine bestimmte Funktion zuzuschreiben; es konnte dies umsoweniger geschehen, als dem Verfasser nur Herbarmaterial zur Verfügung stand und infolgedessen weder eine entwicklungsgeschichtliche noch eine experimentelle Untersuchung durchgeführt werden konnte; es lassen sich daher über diesen Punkt augenblicklich nur Mutmaßungen anstellen. Mir scheint die Annahme nicht unberechtigt, daß die beiden Zellringe, die nach unten leicht bewegt werden können, nach obenhin dagegen in den beiden Schließzellen einen Widerstand finden, wie ein Ventil tätig sein könnten, das dem Eintritte der Luft kein Hindernis entgegensetzt, das Entweichen der mit Wasserdampf gesättigten Luft aus den Intercellularen der inneren Blattgewebe dagegen erschwert — eine Annahme, die wohl auch in den trockenen Standorten, welche diese Palme vorzugsweise aufsucht, begründet erscheint.

Als Begleiter der Sklerenchym-Elemente finden sich bei vielen Monokotylen und Kryptogamen (nach bisherigen Untersuchungen nie bei Dikotyledonen) eigentümliche Zellen, die einen Kalk- oder Kieselkern enthalten. Zum erstenmale wurden diese Zellbildungen beobachtet von Link,[1] dann später von Crüger[2] (an *Moquilea*), im Jahre 1864 von Mettenius,[3] der ihnen den Namen Stegmata oder Deckzellen beilegte, »da sie stets das Sklerenchym bedecken, insoferne als sie an der äußeren Grenze desselben von dem Parenchym liegen«. 1871 beobachtete Rosanoff[4] diese Gebilde bei einer Anzahl von Palmen; aber erst Kohl[5] ließ diesen eigentümlichen Zellen

[1] Link, Botan. Ztg., 1849, S. 750.

[2] Crüger H., Westindische Fragmente. Botan. Ztg., 1857.

[3] Mettenius G., Abh. d. math.-phys. Klasse d. kön. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. VII, Nr. II, 1864, S. 419 ff.

[4] Rosanoff S., Über Kieselsäure-Ablagerungen in einigen Pflanzen. Botan. Ztg. 1871, Nr. 44 und 45.

[5] Kohl F., Anatomisch-physiolog. Unters. d. Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg, 1889.

eine eingehende Behandlung zuteil werden und konstatierte, daß die Kiesel- (seltener Kalk-) Körper, die sich in den Deckzellen finden, nicht als innere Verdickung der Membran zu betrachten sind, wie die früheren Autoren annahmen, sondern frei im Lumen der Zellen liegen. Sie bestehen aus reiner, amorpher Kieselsäure ohne jede Grundlage von Cellulose, denn sie zeigen keine der Eigenschaften, wie sie verkieselte Cellulose aufweist, sie werden durch kein Cellulose-Reagens tingiert und hinterlassen bei Einwirkung von Fluorwasserstoffsäure keinen organischen Rest. Die Membran der Deckzelle ist an der Seite, die der Bastfaser anliegt, am stärksten verdickt, nach oben hin nimmt die Verdickung allmählich ab, so daß an der der Bastfaser abgewendeten Seite die dünnste Membranstelle sich findet. An der Seite der stärksten Verdickung, d. i. an der Grenze gegen die Bastfaser, finden sich in der Regel Poren, die sich in die Wand der Bastfaser hinein fortsetzen und so die beiden Lumina miteinander verbinden. In den Deckzellen, deren Wand in der ersten Anlage an allen Stellen gleichmäßig dünn ist, findet man ursprünglich viel Plasma und einen verhältnismäßig großen Zellkern, später erscheint daneben ein stark lichtbrechendes Kügelchen, das sich bei eingehender Untersuchung als Kieselkörper erweist.

Mit einer allmählichen Verdickung des unteren Teiles der Deckzellenmembran geht ein allmähliches Heranwachsen des Kieselkörpers Hand in Hand, so daß derselbe späterhin in der Höhlung der Deckzelle nicht mehr so frei beweglich ist wie früher und zuletzt in vielen Fällen den ganzen vorhandenen Raum vollständig ausfüllt. Gleichzeitig verändert sich die zuerst glatte Oberfläche des Kieselkörpers, er enthält eigentümliche Leisten, Wärzchen und Skulpturen. Die ganze Gestalt des vollständig entwickelten Kieselkörpers ist sehr verschieden; neben der reinen Kugelform gewahrt man oft niedrige oder höhere Kegel oder oft auch Gebilde, deren Gestalt an die eines Brotlaibes oder eines niedrigen Hütchens erinnert.

Deckzellen finden sich nach Kohl in folgenden Familien der Monokotyledonen: Palmen, Pandaneen, Scitamineen (exklusive Zingiberaceen) und Orchideen (exklusive Ophrydeen, Listereen, Arethuseen und Cypripedieen) und zwar enthalten

die Deckzellen der Pandaneen kohlensauren Kalk, die der übrigen genannten Familien dagegen Kieselkörper.

Nur in einer Pflanze, in der Palme *Kentia,* hat man zweierlei Formen von Kieselkörpern beobachtet: In den größeren Deckzellen treten größere, kugelförmige Kieselkörper auf, in anderen dagegen sind dieselben scheibenförmig und von geringerer Größe. Diese Eigentümlichkeit zeigt sich nun auch bei *Borassus*; auch hier finden sich zweierlei Formen von Deckzellen, aber während die kleineren ein normales Verhalten zeigen, da sie den Bast begleiten, der ganz im Innern des Blattes verläuft, treten andere dickwandige Faserelemente (Bastfasern) beiderseits sehr nahe an die Oberfläche des Blattes heran, so daß die sonst dreischichtige Epidermis an diesen Stellen einschichtig wird. Diejenigen dieser hochgelegenen Bastfaserstränge nun, welche die Queranastomosen der Hauptstränge bilden, sind sehr häufig begleitet von Deckzellen, die in diesem Falle, ganz abweichend von den übrigen untersuchten Palmen, in der Epidermis selbst liegen.[1] Die Kieselkörper dieser letzterwähnten Deckzellen unterscheiden sich nur durch ihre Größe von den oben genannten; ihre Form ist dieselbe, sie sind kugelförmig, mit warzigen Vorsprüngen dicht besetzt.

Aus der Tatsache nun, daß die Kieselkörper frei im Zelllumen liegen, daß ferner die Stegmata zumeist durch Poren mit der Bastfaser, auf der sie aufsitzen, verbunden sind und daß sie mit ihrem freien äußeren Ende in Intercellularen hineinragen, hat Kohl die Hypothese abgeleitet, die Kieselkörper in den Deckzellen wirkten ähnlich wie Ventile, die den Zweck hätten, bei reichlicher Wasserzufuhr den Intercellularraum von den Gefäßen her rasch mit Wasser zu füllen und anderseits bei eintretender Trockenheit zu verhindern, daß das auf diese Weise in die Zwischenzellräume gelangte Wasser wieder in die Bastzellen zurückweicht.

Gegen diese Auffassung ließe sich mancherlei sowohl vom physikalischen als auch vom physiologischen Standpunkte

---

[1] Ein ähnliches Verhalten zeigt nach den bisherigen Veröffentlichungen nur noch *Aspidium deltoideum.* Mettenius, l. c. S. 426.

einwenden. Allein ich will davon ganz absehen und nur darauf hinweisen, daß diese Auffassung keine allgemeine Gültigkeit haben kann, vor allem deshalb nicht, weil es Stegmata gibt, welche einen kompakten, festen Körper darstellen, indem das Lumen der Deckzelle von dem Kieselkörper vollkommen, ja bisweilen bis in die Poren hinein erfüllt ist.[1] Ein Gleiches gilt auch für die Stegmata der Musaceen und Farne,[2] wo die Kieselkörper den ganzen verfügbaren Raum innerhalb der Deckzelle einnehmen. In diesem Falle ist es ganz unmöglich, daß die Stegmata als Ventile wirken. Aber auch rücksichtlich der Zingiberaceen und mancher Marantaceen[2] kann die von Kohl aufgestellte Hypothese über die Funktion der Stegmata nicht aufrecht erhalten werden, da die Deckzellen dieser Pflanzen entweder keine Kieselkörper enthalten oder sehr kleine, in kleinerer oder größerer Zahl vorhandene Kieselkörper führen.[3] Vollends die Tatsache, daß Stegmata in der Epidermis vorkommen können, erscheint wohl als ein wichtiges Argument gegen die Annahme einer Ventiltätigkeit. Bei *Borassus* ist ebenso wie bei den Deckzellen anderer Pflanzen die größte Verdickung der Membran an der Stelle, wo die Deckzelle dem Gefäße aufsitzt, die dünne Wand aber liegt frei in der Epidermis; ist nun eine Ventiltätigkeit anzunehmen, so kann sie bei *Borassus* ebenso wie in den übrigen Pflanzen nur in der Weise wirken, daß das Wasser aus den Bastzellen heraustreten kann. Nun ist aber *Borassus* eine Palme, die stets trockene Standorte bevorzugt und die mit allen Mitteln gegen einen zu starken Wasserverlust geschützt ist; sie hat eine ziemlich starke Cuticula und sogar die Spaltöffnungen sind, wie oben gezeigt wurde, in ganz hervorragender Weise dazu eingerichtet, einen Wasserverlust möglichst hintanzuhalten; es ist wohl kaum anzunehmen, daß eine Pflanze sich einen so komplizierten Mechanismus aufbaut, wie es die Spaltöffnungen

---

[1] Siehe hierüber Wiesner, Rohstoffe, II., S. 796. Nach Beobachtungen von T. F. Hanausek: »Die Kieselkörper (der Stegmata aus der *Attalea*-Schale) stellen Ausgüsse des Zellumens aus amorpher Kieselsäure dar«.

[2] Kohl, l. c.

[3] Kohl betrachtet die erwähnten Formen als rudimentär oder reduziert.

von *Borassus* sind, um dann den dadurch erreichten Effekt durch eine entgegengesetzte Einrichtung wieder aufzuheben.

Über die Funktion der Stegmata ist außer der oben angeführten Ansicht, soviel mir bekannt, nichts veröffentlicht worden. Wohl aber äußert sich Prof. Wiesner in seinen Vorlesungen über die Stegmata dahin, daß in jenen Fällen, in welchen der Kieselkörper die Deckzelle erfüllt, das aus diesen Elementen bestehende Gewebe naturgemäß den Gefäßbündelscheiden (speziell den Schutzscheiden) zugezählt werden müßte, welche den Stoffwechsel zwischen dem Stranggewebe und dem umgebenden Grundgewebe lokal herabzusetzen oder aufzuheben bestimmt sind, wofür nicht nur die schließliche Erfüllung der Zelle mit dem Kieselkörper spricht, sondern auch die bei Schutzscheiden oft beobachtete Tatsache, daß die dieselben zusammensetzenden Elemente an ihrer gegen das Gefäßbündel gerichteten Seite am stärksten verdickt sind.

Ich glaube, daß die hier ausgesprochene Ansicht umso acceptabler ist, als sie in der gegebenen Einschränkung kaum einen Widerspruch zuläßt.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1. Spaltöffnung, Flächenansicht. — Vergr. hier und Folge 400.
» 2. Querschnitt durch 3 nebeneinander liegende Spaltöffnungen.
» 3. Flächenansicht der zweiten Spaltöffnungsschicht.
» 4. Spaltöffnung, Flächenansicht, Orientierung des doppelten Zellringes.
» 5. Flächenansicht des einfachen Zellringes.
» 6. Deckzelle, Querschnitt.
» 7. Dieselbe, von der Fläche.

s Schließzelle.
n_1, n_2, n_3 Nebenzellen.
r Doppelter Zellring.
R Einfacher Zellring.
A Atemhöhle.
K Kieselkörper der Deckzelle.

Eberwein R: Blatt von Borassus flabelliformis.

